
ЕНДОФІТНІ ВІТАЛЬНІ ОБЛІГАТИ В ДИФУЗНИХ ЕПІФІТОТІЙНИХ ПАТОЛОГІЯХ *ABIES ALBA* L.

Кульбанська І. М.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-443-6-2>

ВСТУП

Наразі патологію лісових деревних рослин пов'язують переважно з екзогенною інфекцією, яка проникає в рослину за допомогою механічних (гідрохорія, анемохорія, ентомохорія, аракохорія, зоохорія, антропохорія, автохорія, у т.ч. і контактна передача збудника хвороби, тощо) чи біологічних носіїв (переносників) інфекції. На гостроту проблеми вказує той факт, що навіть до кінця минулого сторіччя вважалося, що здорові рослини та їхні органи, зокрема насіння, не містять ендегенних патогенів. І лише в останні кілька десятиріч з'явилися роботи, які вказують на наявність у здорових рослинах патогенних ендоефітних грибів і бактерій. Переважно ці дослідження стосуються рослин агрокультуроценозу¹, рідше – ендоефітів у лісових деревних рослинах та їхніх органах². Таким чином, наявність ендоефітних бактерій і грибів вказує на принципово новий підхід щодо ролі ендоефітних мікро- та мікроорганізмів не лише в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин, а й у розумінні таких понять, як інкубаційний період, передхвороба тощо.

На особливу увагу заслуговують патогенні складники ендоефітної аутоміко- і мікробіоти, які беруть безпосередню участь у метаболічних процесах функціонально здорових лісових деревних рослин. Для розмежування ендоефітів від патогенів-ендоефітів пропонується називати

¹ Patyka M.V., Patyka V.P. Symbiotrophic microbial biome as a key factor of plant nutrition and protection, supporting the ecological homeostasis of agrocenoses. Modern aspects of microbiology, virology, and biotechnology in wartime and post-war period : The International Scientific and Practical Conference, Kyiv, 15–16 November 2023. P. 182.

² Forest tree microbiomes and associated fungal endophytes: functional roles and impact on forest health/ E. Terhonen et al. *Forests*. 2019. Vol. 10, no. 1. P. 42. URL: <https://doi.org/10.3390/f10010042>

їх «вітальними облігатами» (від лат. *vitalis* – прижиттєвий, життєвий, *obligatia* – обов'язковий)³.

При порушенні життєвих функцій деревних рослин під дією різних (абіотичних, біотичних, антропоічних) чинників як тригерів патології, вітальні облігати здатні спричинити системну патологію лісових деревних рослин, зокрема судинну (трахеїдну), що призводить до епіфітотійного відмирання різних видів дерев (сосни звичайної, ялини європейської, ялиці білої, берези повислої, дуба звичайного тощо) як в Україні, так і за її межами.

Проведені нами експериментальні дослідження ендofітних вітальних облігатів у поєднанні з літературними джерелами вказують на потенційний потужний ендogenous вектор у виникненні патологій, часто епіфітотійних, пов'язаних саме з так званими «вітальними облігатами». Наразі під «ендofітними вітальними облігатами» розуміють фітопатогенну компоненту аутомікро- та мікоорганізмів здорових органів рослин, що не спричинюють у них ознак інфекційного патологічного процесу, яка включає різні у систематичному відношенні та функціональними властивостями мікроорганізми, що супроводжують рослину з покоління в покоління, беруть безпосередню участь у метаболізмі рослин, формують динамічну рівновагу в системі «сапротроф-патоген», стимулюючи ріст рослин, індукуючи систему резистентності до хвороботвірних організмів (фітопатогенних видів грибів, нематод і шкідливих комах), підвищуючи їхню стійкість до різних негативних біотичних і абіотичних чинників⁴.

Механізм такого захисту складний і відбувається не лише за рахунок антагоністичних властивостей ендofітів взагалі і вітальних облігатів зокрема до фітопатогенів, але і через конкуренцію між ними за поживні речовини. Проте, основна функція вітальних облігатів – це мутуалістичні (симбіотичні) взаємовідносини їх з іншими складниками аутомікро- і мікобіоти і з рослиною в цілому. Адже для бактерій взагалі і ендofітних, у тому числі і вітальних облігатів зокрема, важлива не стільки кількість, скільки наявність: за сприятливих умов (зокрема при порушенні метаболічних процесів у рослин), вони можуть швидко колонізувати екологічну нішу до можливої для них концентрації, спричинюючи раптові незворотні системні патології лісових деревних рослин.

³ Гвоздяк Р.І. Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій. Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія: зб. статей учасників Міжнарод. наук. конф., Київ, 4-6 жовтня 2005 р. С. 3–8.

⁴ Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння / Р. Гвоздяк та ін. Житомир : Полісся, 2011. 224 с.

1. Потенційна роль ендофітної мікобіоти (представники царства Гриби) у формуванні індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин

До ендофітних організмів відносяться як представники царства Гриби (*Fungi, Mycota*), так і представники царства Прокаріот – Бактерії (*Bacteria*)⁵. Найчастіше акцентується увага на корисних для рослин грибах-ендофітах і не конкретизуються патогенні види, хоча з наведених в літературі таксонів мікоміцетів виокремлено і факультативні сапротрофи, і патогени, зокрема представники порядку *Coelomycetes*, родів *Leptostroma* spp., *Phomopsis* spp., *Phyllosticta* sp., *Phoma* sp., виду *Venturia ditricha* (Fr.) P. Karst. 1873 тощо, які за своєю біологією оселяються на здорових рослинах (органах рослин), але здатні існувати на цих же рослинах і при їхньому відмиранні⁶.

Досить обмежена інформація стосовно афілофорових грибів-ендофітів⁷, хоча аналіз патологічного процесу (особливо швидкого його протікання та характеру утворення базидіюм), пов'язаного з деякими видами дереворуйнівних грибів, вказує на необхідність подальших досліджень видів, що спричинюють мішані стовбурові гнилі (*Fomes fomentarius* (L.) Fr. 1849, *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst. 1881 тощо).

Ендофітні гриби є природними компонентами рослинної мікроскоcosистеми, які формують позитивний вплив на фізіологічну життєдіяльність рослини-господаря різними способами. Зокрема, продукують індолоцтову кислоту, беруть участь у секретії стрес-адапторних метаболітів (наприклад, продукуючи антибактеріальні речовини⁸ та антиканцерогенні молекули⁹ для захисту рослини-господаря та виступають біостимуляторами для біосинтезу ефірної

⁵ Endophytes: A Treasure House of Bioactive Compounds of Medicinal Importance / S. Gouda et al. *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. URL: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01538>

⁶ Endophytic Fungi: An Effective Alternative Source of Plant-Derived Bioactive Compounds for Pharmacological Studies / J. Wen et al. *Journal of Fungi*. 2022. Vol. 8, no. 2. P. 205. URL: <https://doi.org/10.3390/jof8020205>

⁷ Fungal endophytes as priority colonizers initiating wood decomposition / Z. Song et al. *Functional Ecology*. 2016. Vol. 31, no. 2. P. 407–418. URL: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12735>

⁸ Radić N., Štrukelj B. Endophytic fungi—The treasure chest of antibacterial substances. *Phytomedicine*. 2012. Vol. 19, no. 14. P. 1270–1284. URL: <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2012.09.007>

⁹ Endophytic Fungi—Alternative Sources of Cytotoxic Compounds: A Review / F. Uzma et al. *Frontiers in Pharmacology*. 2018. Vol. 9. URL: <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00309>

олії¹⁰, діють як агенти біологічного контролю¹¹, сприяють росту рослин¹², активують системну стійкість рослин до абіотичних¹³ та біотичних¹⁴ чинників тощо. Натомість рослини-господарі забезпечують їх живильними речовинами та безпосередньо виступають середовищем існування для ендofітних грибів¹⁵.

Зокрема, виділені зі здорового насіння сосни мікроміцети з родів *Mucor*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Acremonium* та дріжджі виявили вибірково антагоністичну активність як до бактерій-ендофітів сосни звичайної, так і до колекційних штамів. Найактивнішими були *Penicillium autogriseum* та *Alternaria alternata*¹⁶. Встановлено, що чинниками обмеження заселення насіння сосни звичайної фітопатогенними бактеріями є мікроміцети і споротвірні бактерії. У той же час акцентується увага, що серед ізольованих з здорового насіння сосни бактерій-ендофітів, у т.ч. і вітальних облігатів, не виявлено антагоністів, які б давали б підстави для подальшого їх вивчення у якості біологічних пестицидів. Серед дослідних ізолятів аутомікробіоти не виявлено міко- і мікроорганізмів, які б стимулювати ріст фітопатогенних бактерій¹⁷.

Ендofітні міко- та мікроорганізми важко виявити через їх непатогенну природу. Дослідження видового складу вітальних облігатів (ендофітних міко- та мікроорганізмів) лісових деревних рослин (зокрема, ялиці білої) направлені на переоцінку поточних знань про

¹⁰ Endophytic Fungi: The Desired Biostimulants for Essential Oil Production / H. A. El Enshasy et al. *Advances in Endophytic Fungal Research*. Cham, 2019. P. 211–232. URL: https://doi.org/10.1007/978-3-030-03589-1_10

¹¹ Poveda J., Baptista P. Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: Mycorrhizal and endophytic fungi. *Crop Protection*. 2021. Vol. 146. P. 105672. URL: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105672>

¹² Endophytic Fungi: An Effective Alternative Source of Plant-Derived Bioactive Compounds for Pharmacological Studies / J. Wen et al. *Journal of Fungi*. 2022. Vol. 8, no. 2. P. 205. URL: <https://doi.org/10.3390/jof8020205>

¹³ A novel raffinose biological pathway is observed by symbionts of cotton≡ *Verticillium dahliae* to improve salt tolerance genetically on cotton / R. Cui et al. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2021. Vol. 207, no. 6. P. 956–969. URL: <https://doi.org/10.1111/jac.12556>

¹⁴ Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes by Filamentous Fungi Inducers of Resistance: *Trichoderma*, Mycorrhizal and Endophytic Fungi. *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. URL: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00992>

¹⁵ Effects of rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi on yield, size distribution and fatty acid of soybean seeds grown under drought stress / N. O. Igiehon et al. *Microbiological Research*. 2021. Vol. 242. P. 126640. URL: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126640>

¹⁶ Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння / Р. Гвоздяк та ін. Житомир : Полісся, 2011. 224 с.

¹⁷ Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння / Р. Гвоздяк та ін. Житомир : Полісся, 2011. 224 с.

різноманітність культивованих ендоефітів та їхня потенційну роль у формуванні індивідуальної біотичної стійкості дерева.

Дослідження проводилися протягом 2018-2023 рр. в лісових насадженнях філії «Кутське ЛГ» Державного спеціалізованого господарського підприємства «Ліси України». Для оцінки санітарного стану насаджень за участі ялиці білої та підбору рослин для подальших експериментів проводили рекогносцирувальні обстеження насаджень з урахуванням їх фізіологічного стану. Для досліджень відібрано 9 модельних дерев різного віку, з яких підготовлено 23 зразки вегетативних (пагони з хвоєю) та 41 зразок генеративних (крилатки, деревина стовбура і коріння) органів зовнішньо здорових дерев ялиці білої. Відібрані деревні рослини зростали в свіжих і вологих типах лісорослинних умов, відповідно, різнилися за таксаційними показниками (висотою та діаметром). Кожен зразок поміщали в окремий паперовий пакет (конверт) для подальших міко- і мікробіологічних досліджень у лабораторних умовах Навчально-наукової лабораторії біотехнології та клітинної інженерії НУБіП України та відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України.

Базуючись на аналізі сучасних наукових публікацій та результатах власних досліджень, проаналізовано потенційну роль вітальних облігатів (ендоефітних мікоорганізмів), виділених з фізіологічно здорових органів дерев *Abies alba* Mill., що зростає в умовах лісів Покутсько-Буковинських Карпат України, у формування індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин (табл. 1).

Встановлено, що видовий склад вітальних облігатів (ендоефітних мікоорганізмів), ізольованих нами з зовнішньо здорових органів ялиці білої, налічує 19 видів міцетів, які належать до відділу *Ascomycota*. Таксономічна структура видів охоплює 3 класи – Сордаріоміцети (*Sordariomycetes*), Дотидеоміцети (*Dothideomycetes*) та Євроціоміцети (*Eurotiomycetes*) і 5 порядків – Гіпокреальні (*Hypocreales*), Плеоспорові (*Pleosporales*), Євроціальні (*Eurotiales*), Кладоспоріальні (*Cladosporiales*) та Діапортові (*Diaporthales*). Кожен вид володіє певним типом біоактивних речовин, які за потреби можуть проявляти антибактеріальні, фунгіцидні, протиракові чи проти паразитарні властивості, а також виступати активаторами системної стійкості рослин до абіотичних та біотичних чинників.

**Видовий склад вітальних облігатів (ендофітних мікоорганізмів)
Abies alba Mill. та їхня потенційна роль у формуванні
індивідуальної біотичної стійкості**

Назва виду ізольованого вітального облігата	Метаболіт чи клас речовин-метаболітів	Тип біоактивних речовин
<i>Acremonium camptosporum</i> W. Gams 1971	Acremoxanthone A, E, C, acremonidin A, B ¹⁸	Протиракові
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. 1912	Taxol ^{19, 20}	Протиракові
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	Tricycloalternarene, djalonensone ²¹ , podophyllotoxin ¹⁸	Антибактеріальні, Протиракові
<i>Aspergillus calidoustus</i> Varga, Houbraken & Samson 2008	Ophiobolin K, 6-epiophiobolin ²²	Антибактеріальні
<i>Aspergillus flavipes</i> (Bainier & R. Sartory) Thom & Church 1926	Meroterpenoids ²¹	Протиракові
<i>Aspergillus flavus</i> Link 1809	Fenaclone ²¹	Антибактеріальні
<i>Aspergillus fumigatiifinis</i> S.B. Hong, Frisvad & Samson 2006	Neosartorin ²¹	Антибактеріальні
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen. 1863	Fumigaclavin ²¹ , taxol, podophyllotoxin ²³ , fumitremorgin ²¹	Фунгіцидні, Антибактеріальні, Протиракові
<i>Aspergillus nidulans</i> (Eidam) G. Winter 1884	Aniquinazolines A-D ²¹	Антибактеріальні

¹⁸ Endophytic Fungi—Alternative Sources of Cytotoxic Compounds: A Review / F. Uzma et al. *Frontiers in Pharmacology*. 2018. Vol. 9. URL: <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00309>

¹⁹ Endophytic Fungi as Alternative and Reliable Sources for Potent Anticancer Agents / E. O. Omeje et al. *Natural Products and Cancer Drug Discovery*. 2017. URL: <https://doi.org/10.5772/67797>

²⁰ Aharwal R., Kumar S., Sandhu S. Endophytic Mycoflora as a Source of Biotherapeutic Compounds for Disease Treatment. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2016. P. 242–254. URL: <https://doi.org/10.7324/japs.2016.601034>

²¹ The Fungal Endobiome of Medicinal Plants: A Prospective Source of Bioactive Metabolites / S. Kaul et al. *Medicinal and Aromatic Plants of the World*. Singapore, 2017. P. 167–228. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-5978-0_7

²² The Fungal Endobiome of Medicinal Plants: A Prospective Source of Bioactive Metabolites / S. Kaul et al. *Medicinal and Aromatic Plants of the World*. Singapore, 2017. P. 167–228. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-5978-0_7

²³ Aharwal R., Kumar S., Sandhu S. Endophytic Mycoflora as a Source of Biotherapeutic Compounds for Disease Treatment. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2016. P. 242–254. URL: <https://doi.org/10.7324/japs.2016.601034>

<i>Aspergillus niger</i> Tiegh. 1867	Nigerasterols A-B, malformins A-C, lapachol ²¹ , rubrofusarin B, fonsecinone A, asperpyrone B, aurasperone A, taxol ²²	Антибактеріальні, Протиракові
<i>Aspergillus terreus</i> Thom 1918	Butyrolactone I, aspernolide A ²⁴	Протиракові
<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tirab. 1908	Versicoumarin D 28, versicolols A, B ²¹	Протиракові
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries 1952	Taxol ²²	Протиракові
<i>Diaporthe glabrae</i> (C.Q. Chang, Z.D. Jiang & P.K. Chi) Y.H. Gao & L. Cai 2017	Depsipeptide ²³	Протиракові
<i>Fusarium oxysporum</i> Schldt. 1824	Beauvericin ²⁵	Антибактеріальні
<i>Penicillium simplicissimum</i> (Oudem.) Thom 1930	Ergosterol ²⁶ , citrinin ²⁷	Протипаразитарні, Антибактеріальні
<i>Penicillium tropicum</i> Houbraken, Frisvad & Samson 2010	Cyclohexapeptide, penitropeptide, penitropone ²⁴	Антибактеріальні
<i>Phomopsis archeri</i> B. Sutton 1980	Phomoarcherins A-C ²⁶	Протипаразитарні
<i>Phomopsis cassiae</i> Sousa da Câmara 1951	3,12-dihydroxycadalene ²⁴	Фунгіцидні

2. Потенційна роль ендоефітної мікробіоти (представники царства Прокаріот – Бактерії) у формуванні індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин

Дослідження ендоефітних бактерій, екологічною нішею яких є живі клітини рослини-господаря більшою мірою пов'язані з рослинами агрокультур ценозу і переважно стосуються їх корисного впливу на рослини²⁸. Але їх екологія та вплив на види деревних рослин у лісовій екосистемі малодосліджена, проте може бути дуже різноманітною.

²⁴ Endophytic Fungi—Alternative Sources of Cytotoxic Compounds: A Review / F. Uzma et al. *Frontiers in Pharmacology*. 2018. Vol. 9. URL: <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00309>

²⁵ The Fungal Endobiome of Medicinal Plants: A Prospective Source of Bioactive Metabolites / S. Kaul et al. *Medicinal and Aromatic Plants of the World*. Singapore, 2017. P. 167–228. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-5978-0_7

²⁶ Endophytic Fungi and Bioactive Metabolites Production: An Update / R. Alurappa et al. *Microbial Biotechnology*. Singapore, 2018. P. 455–482. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-7140-9_21

²⁷ Aharwal R., Kumar S., Sandhu S. Endophytic Mycoflora as a Source of Biotherapeutic Compounds for Disease Treatment. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2016. P. 242–254. URL: <https://doi.org/10.7324/japs.2016.601034>

²⁸ Izumi H. Diversity of Endophytic Bacteria in Forest Trees. *Endophytes of Forest Trees*. Dordrecht, 2011. P. 95–105. URL: https://doi.org/10.1007/978-94-007-1599-8_6

Повідомляється, що важливі види дерев, у тому числі ті, що належать до родів *Pinus*, *Populus* і *Picea*, містять бактеріальні ендоефіти, що належать до родів *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* і які, можливо, сприяють фіксації азоту та збільшенні виробництва біомаси від них²⁹. Підкреслюється, що роди *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Actinobacteria*, *Acinetobacter* і *Sphingomonas* складають основні групи спільноти ендоефітних бактерій багатьох видів дерев³⁰. Показано, що бактеріальні ендоефіти запобігають розвитку захворювання через синтез ними структурних сполук і фунгітоксичних метаболітів. Такі індуковані захисні реакції були пов'язані з певними формами набутої системної стійкості (по відношенню до захворювання)³¹. Дослідниками з Індії перевірено параметри стимуляції росту рослин ендоефітами за рахунок продукування індолацетової кислоти (IAA), солюбілізації мінерального фосфату, активності кислої фосфатази, наявності гену дезамінази 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (ACC), фіксації азоту, біодеструкції целюлози, розпаду хітину та пектину тощо³². Фенотипи цих взаємодій (між рослиною-господарем і ендоефітом) можуть бути надзвичайно пластичними залежно від факторів навколишнього середовища, режиму живлення, генетичної схильності та стадій розвитку обох партнерів³³.

Досліджуючи ендоефітні мікроорганізми, з насіння *Picea abies* дослідниками ізольовані наступні роди бактерій: *Bacillus* sp., *Erwinia* sp., *Flavobacterium* sp., *Pseudomonas* sp., *Cytophaga* sp., *Leuconostoc* sp., *Micrococcus* sp., *Xanthomonas* sp.³⁴. Зі здорового насіння сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) ізольовано дійсні фітопатогенні бактерії (*Pseudomonas syringae*, *Pectobacterium caratovorum*, *Enterobacter* (*Lelliottia*) *nimipressurallis*), умовно патогенні (*P. fluorescens*, *Paenibacillus*

²⁹ . Puri A., Padda K. P., Chanway C. P. Beneficial Effects of Bacterial Endophytes on Forest Tree Species. *Endophytes: Crop Productivity and Protection*. Cham, 2017. P. 111–132. URL: https://doi.org/10.1007/978-3-319-66544-3_6

³⁰ Izumi H. Diversity of Endophytic Bacteria in Forest Trees. *Endophytes of Forest Trees*. Dordrecht, 2011. P. 95–105. URL: https://doi.org/10.1007/978-94-007-1599-8_6

³¹ Sturz A. V., Christie B. R., Nowak J. Bacterial Endophytes: Potential Role in Developing Sustainable Systems of Crop Production. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2000. Vol. 19, no. 1. P. 1–30. URL: <https://doi.org/10.1080/07352680091139169>

³² War Nongkhla F. M., Joshi S. R. Epiphytic and endophytic bacteria that promote growth of ethnomedicinal plants in the subtropical forests of Meghalaya, India. *Revista de Biologia Tropical*. 2014. Vol. 62, no. 4. P. 1295. URL: <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12138>

³³ Anand R., Paul L., Chanway C. Research on Endophytic Bacteria: Recent Advances with Forest Trees. *Soil Biology*. Berlin, Heidelberg. 2006. P. 89–106. URL: https://doi.org/10.1007/3-540-33526-9_6

³⁴ Bacterial endophytes from seeds of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) / K. Cankar et al. *FEMS Microbiology Letters*. 2005. Vol. 244, no. 2. P. 341–345. URL: <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.02.008>

polymyxa, *Pantoea agglomerans*) і сапротрофи (*Bacillus subtilis*, *B. pumillus*), а також гриби³⁵.

Разом з тим, у дослідженнях³⁶ опосередковано вказується на ендofітні бактерії як «ендофітні» інфекції, тобто про інкубаційний період бактерій у рослині. Автор акцентує увагу, що для бактерій наземні рослини являють собою складне, просторово та часово різноманітне екологічне середовище існування. Симбіотичні асоціації між мікроорганізмами та рослинами є давніми та фундаментальними. Загалом, «ендофітні» інфекції непомітні, інфіковані тканини рослини-господаря принаймні тимчасово не мають симптомів, а мікробна колонізація може бути продемонстрована як внутрішня або за допомогою гістологічного дослідження шляхом виділення з поверхнево дезінфікованої тканини, або через пряму ампліфікацію ядерної ДНК із колонізованої рослинної тканини. Ендofітні мікроорганізми було виявлено в широкому діапазоні рядів рослин-господарів, родин і родів у всьому світі³⁵.

Таким чином, ендofітні бактерії є невід'ємною компонентою лісових деревних рослин і за нормального їх росту і розвитку відіграють позитивну роль у метаболічних процесах. Разом з тим, патогенний складник ендofітної аутомікро– і мікробіоти може бути потужним вектором у епіфітотійних патологіях лісу.

Для дослідження активності ізолятів ендofітних бактерій щодо стимуляції росту і формуванні індивідуальної біотичної стійкості *Abies alba* Mill., що зростає в умовах лісів Покутсько-Буковинських Карпат, із органів (хвоя або листки, деревина та коріння) досліджуваних рослин було виділено 40 видів бактерій, безпосередньо пов'язаних із життєдіяльністю рослин, з яких 12 ізолятів були ендofітами, а 28 – епіфітами. Дослідженням виявило значні відмінності в популяції бактерій між епіфітними та ендofітними мікрооселищами. Найбільш чисельно представлений рід *Bacillus* sp. та *Pseudomonas* sp. (табл. 2).

³⁵ Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння / Р. Гвоздяк та ін. Житомир : Полісся, 2011. 224 с.

³⁶ An Overview of Endophytic Microbes: Endophytism Defined. *Microbial Endophytes*. 2000. P. 17–44. URL: <https://doi.org/10.1201/9781482277302-1>

**Порівняльна активність ізолятів ендоефітних бактерій
щодо стимуляції росту і формуванні індивідуальної біотичної
стійкості *Abies alba* Mill.**

Видова (родова) назва ендоефітних бактерій	Вид активності ізолятів				
	Солюбілізація фосфату ¹	Фіксація азоту ²	Розпад хітину ¹	Розпад целюлози ¹	Розпад пектину ¹
<i>Bacillus</i> sp. (A1-3)	–	–	+	++	++
<i>Bacillus subtilis</i> (A1-12)	+	–	–	+	+
<i>Bacillus siamensis</i> (A1-9)	+	+	–	+	–
<i>Bacillus mycoides</i> (B1-2)	–	–	+	++	+++
<i>Bacillus methylophilicus</i> (B1-3)	–	–	–	–	–
<i>Bacillus licheniformis</i> (A1-1)	+	–	++	+	+
<i>Serratia marcescens</i> (B3-1)	++	+++	–	++	–
<i>Lysinibacillus xylanilyticus</i> (A2-1)	+	+	–	+	–
<i>Paenibacillus uliginis</i> (B1-2)	–	–	+	++	–
<i>Buttiauxella izardii</i> (A1-11)	–	–	–	–	–
<i>Pseudomonas baetica</i> (A3-3)	++	+++	+	++	–
<i>Pseudomonas argentinensis</i> (B2-5)	–	+++	–	–	–
<i>Pseudomonas palleroniana</i> (A2-9)	+++	++	–	+	–

A – ізолят із хвої; B – ізолят із деревини стовбура; B – ізолят із кореневої частини.

1 – розмір зони; 2 – інтенсивність забарвлення.

– відсутність активності; + зона ореолу 10 мм і незначна зміна кольору після 3 дні інкубації; ++ зона ореолу >10 мм і помірна зміна кольору після 3 дні інкубації; +++ зона ореолу >20 мм і різка зміна кольору після 3 дні інкубації.

Відібрані ізоляти бактерій перевірили на потенційну здатність стимулювати ріст лісових деревних рослин, на прикладі ялиці білої, і формувати індивідуальну біотичну стійкість. Асоційовані з рослинами ялиці бактерії показали здатність фіксувати азот, перетравлювати хітин, целюлозу та пектин, що вказує на їх здатність перетравлювати компоненти клітинної стінки. Також ізоляти виробляли інгібуючі метаболіти, які дифундували в агаризоване середовище та пригнічували ріст патогенів, що призводило до утворення зони інгібування.

Фосфор є одним із найважливіших макроелементів для росту та розвитку рослин. Таким чином, перетворення нерозчинних фосфатних (як органічних, так і неорганічних) сполук у форму, доступну для

рослин, є важливою ознакою підвищення врожайності рослин³⁷. Дослідження показало, що вивільнення розчинного фосфату більшістю ізолятів супроводжувалося пониженням рівня рН культурального середовища, що свідчить про те, що секреція органічної кислоти бактеріями відіграє певну роль у активності розчинення фосфатів. Фосфат-солюбілізуючі мікроорганізми (*Bacillus subtilis*, *Bacillus siamensis*, *Bacillus licheniformis*, *Serratia marcescens*, *Lysinibacillus xylanilyticus*, *Pseudomonas baetica* та *Pseudomonas palleroniana*) продукують фітогормони (ауксин, гіберелін та цитокін), що стимулюють процеси росту і поділу клітин, а також їх диференціації, наслідком чого є активний ріст вегетативних і генеративних органів (окремих тканин) рослини, зокрема ксилеми.

Три ізоляти *Bacillus* показали позитивний результат на продукування АСС-дезамінази (фермент, за допомогою якого відбувається відновлення етилену), що сприяє росту рослин і забезпечує стійкість до стресу.

До групи амоніфікаторів (згідно результатів наших досліджень) віднесено *Bacillus siamensis*, *Serratia marcescens*, *Pseudomonas baetica*, *Pseudomonas argentinensis* та *Pseudomonas palleroniana*.

Серед ендofітних ізолятів *Bacillus siamensis* і *Bacillus subtilis* виявили високу антагоністичну активність. Встановлена певна варіабельність фунгіцидної та фунгістатистичної дії *Bacillus* sp., що вказує на можливість і необхідність використання цього явища для напрацювання засобів і методів біологічного захисту лісових деревних рослин, у тому числі і *Abies alba*, від збудників інфекційних хвороб.

ВИСНОВКИ

Ендofітні вітальні облігати, ізольовані з зовнішньо здорових особин *Abies alba*, знаходяться у органах рослин (хвоя, насіння, деревина, коріння) у інкубаційному стані, не спричинюючи видимих ознак (симптомів) хвороби, але потенційно здатні спричинити хворобу при порушенні життєздатних (метаболічних) функцій рослин, саме з ендofітної інфекції. Таким чином, результати дослідження видового складу та біоактивних речовин, які продукують представники ендofітної мікро- та мікробіоти дали попереднє розуміння їх ролі та місця у формуванні індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин, зокрема продукуванням стрес-адапторних метаболітів для захисту рослини-господаря, виступаючи агентами біологічного контролю та біостимуляторами для біосинтезу ефірної олії, сприяючи росту рослин,

³⁷ Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria / H. Rodríguez et al. *Plant and Soil*. 2006. Vol. 287, no. 1-2. P. 15–21. URL: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>

а також приймаючи безпосередню участь у активації системної стійкості рослин до негативних чинників навколишнього середовища.

Отже, ендоефітизм міко- і мікроорганізмів, у т.ч. і вітальних облігатів, явище загальнобіологічне. Подальші дослідження мають бути спрямовані на вивчення видового складу ендоефітної аутомікро- та мікобіоти, у т.ч. і вітальних облігатів лісових деревних рослин, та їх системної взаємодії для розуміння патогенезу епіфітотійних патологій, які з певною періодичністю спостерігаються у межах їхнього ареалу. Також важливим є дослідження тригерів різного походження на активацію ендоефітних вітальних облігатів як складників інкубаційного періоду у фазах інфекційного процесу.

АНОТАЦІЯ

Епіфітотійне відмирання багатьох видів лісотвірних деревних рослин старших вікових груп (насамперед тих, що формують поверхневу кореневу систему – *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, а також осередкове відмирання *Abies alba*, *Quercus robur* тощо) пов'язані не лише зі змінами генезису конкретного лісового біоценозу в результаті негативної дії комплексу взаємопов'язаних чинників довкілля, а й зі зниженням гомеостатичної рівноваги деревостанів, що призводить до порушення метаболічних процесів, а відтак – і до перерозподілу й активації ендоефітного складника (так званої аутомікро- і мікобіоти) здорових деревних рослин та їхніх органів. Зазначимо, що для рослин, навіть у межах одного виду, притаманна своя аутомікро- і мікобіота, видовий склад і особливо співвідношення складників якої можуть змінюватись не лише у процесі онтогенезу, сезонності, але й у межах окремих органів рослин, зокрема генеративних. Результати дослідження видового складу та біологічно активних речовин, які продукують ендоефітні вітальні облігати, ізольовані з зовнішньо здорових особин *Abies alba*, дозволяють оцінити їх потенційну роль у процесі формування індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин. Встановлено, що видовий склад ендоефітних мікроорганізмів вегетативних і генеративних органів ялиці білої охоплює 19 видів грибів відділу *Ascomycota*, які належать до 3 класів – *Sordariomycetes*, *Dothideomycetes* та *Eurotiomycetes*. Кожен ендоефіт продукує біоактивні речовини, які потенційно можуть проявляти фунгіцидні, антибактеріальні, протиракові та інші властивості. Показано, що ендоефітні мікроорганізми, які найбільш чисельно представлені родами *Bacillus* sp. та *Pseudomonas* sp., також можуть виступати активаторами системної стійкості рослин до абіотичних та біотичних чинників, зокрема за рахунок продукування стрес-адапторних метаболітів для захисту рослини-господаря.

Жірепарат

1. A novel raffinose biological pathway is observed by symbionts of cotton \equiv *Verticillium dahliae* to improve salt tolerance genetically on cotton / R. Cui et al. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2021. Vol. 207, no. 6. P. 956–969. URL: <https://doi.org/10.1111/jac.12556>
2. Aharwal R., Kumar S., Sandhu S. Endophytic Mycoflora as a Source of Biotherapeutic Compounds for Disease Treatment. *Journal of Applied Pharmaceutical Science*. 2016. P. 242–254. URL: <https://doi.org/10.7324/japs.2016.601034>
3. An Overview of Endophytic Microbes: Endophytism Defined. *Microbial Endophytes*. 2000. P. 17–44. URL: <https://doi.org/10.1201/9781482277302-1>
4. Anand R., Paul L., Chanway C. Research on Endophytic Bacteria: Recent Advances with Forest Trees. *Soil Biology*. Berlin, Heidelberg. 2006. P. 89–106. URL: https://doi.org/10.1007/3-540-33526-9_6
5. Bacterial endophytes from seeds of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) / K. Cankar et al. *FEMS Microbiology Letters*. 2005. Vol. 244, no. 2. P. 341–345. URL: <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.02.008>
6. Effects of rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi on yield, size distribution and fatty acid of soybean seeds grown under drought stress / N. O. Igiehon et al. *Microbiological Research*. 2021. Vol. 242. P. 126640. URL: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126640>
7. Endophytes: A Treasure House of Bioactive Compounds of Medicinal Importance / S. Gouda et al. *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. URL: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01538>
8. Endophytic Fungi and Bioactive Metabolites Production: An Update / R. Alurappa et al. *Microbial Biotechnology*. Singapore, 2018. P. 455–482. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-7140-9_21
9. Endophytic Fungi as Alternative and Reliable Sources for Potent Anticancer Agents / E. O. Omeje et al. *Natural Products and Cancer Drug Discovery*. 2017. URL: <https://doi.org/10.5772/67797>
10. Endophytic Fungi: An Effective Alternative Source of Plant-Derived Bioactive Compounds for Pharmacological Studies / J. Wen et al. *Journal of Fungi*. 2022. Vol. 8, no. 2. P. 205. URL: <https://doi.org/10.3390/jof8020205>
11. Endophytic Fungi: An Effective Alternative Source of Plant-Derived Bioactive Compounds for Pharmacological Studies / J. Wen et al. *Journal of Fungi*. 2022. Vol. 8, no. 2. P. 205. URL: <https://doi.org/10.3390/jof8020205>
12. Endophytic Fungi: The Desired Biostimulants for Essential Oil Production / H. A. El Enshasy et al. *Advances in Endophytic Fungal*

Research. Cham, 2019. P. 211–232. URL: https://doi.org/10.1007/978-3-030-03589-1_10

13. Endophytic Fungi—Alternative Sources of Cytotoxic Compounds: A Review / F. Uzma et al. *Frontiers in Pharmacology*. 2018. Vol. 9. URL: <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00309>

14. Forest tree microbiomes and associated fungal endophytes: functional roles and impact on forest health/ E. Terhonen et al. *Forests*. 2019. Vol. 10, no. 1. P. 42. URL: <https://doi.org/10.3390/f10010042>

15. Fungal endophytes as priority colonizers initiating wood decomposition / Z. Song et al. *Functional Ecology*. 2016. Vol. 31, no. 2. P. 407–418. URL: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12735>

16. Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria / H. Rodríguez et al. *Plant and Soil*. 2006. Vol. 287, no. 1-2. P. 15–21. URL: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>

17. Izumi H. Diversity of Endophytic Bacteria in Forest Trees. *Endophytes of Forest Trees*. Dordrecht, 2011. P. 95–105. URL: https://doi.org/10.1007/978-94-007-1599-8_6

18. Patyka M.V., Patyka V.P. Symbiotic microbial biome as a key factor of plant nutrition and protection, supporting the ecological homeostasis of agrocenoses. Modern aspects of microbiology, virology, and biotechnology in wartime and post-war period : The International Scientific and Practical Conference, Kyiv, 15–16 November 2023. P. 182.

19. Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes by Filamentous Fungi Inducers of Resistance: Trichoderma, Mycorrhizal and Endophytic Fungi. *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. URL: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00992>

20. Poveda J., Baptista P. Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: Mycorrhizal and endophytic fungi. *Crop Protection*. 2021. Vol. 146. P. 105672. URL: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105672>

21. Puri A., Padda K. P., Chanway C. P. Beneficial Effects of Bacterial Endophytes on Forest Tree Species. *Endophytes: Crop Productivity and Protection*. Cham, 2017. P. 111–132. URL: https://doi.org/10.1007/978-3-319-66544-3_6

22. Radić N., Štrukelj B. Endophytic fungi—The treasure chest of antibacterial substances. *Phytomedicine*. 2012. Vol. 19, no. 14. P. 1270–1284. URL: <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2012.09.007>

23. Sturz A. V., Christie B. R., Nowak J. Bacterial Endophytes: Potential Role in Developing Sustainable Systems of Crop Production. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2000. Vol. 19, no. 1. P. 1–30. URL: <https://doi.org/10.1080/07352680091139169>

24. The Fungal Endobiome of Medicinal Plants: A Prospective Source of Bioactive Metabolites / S. Kaul et al. *Medicinal and Aromatic Plants of the World*. Singapore, 2017. P. 167–228. URL: https://doi.org/10.1007/978-981-10-5978-0_7

25. War Nongkhla F. M., Joshi S. R. Epiphytic and endophytic bacteria that promote growth of ethnomedicinal plants in the subtropical forests of Meghalaya, India. *Revista de Biología Tropical*. 2014. Vol. 62, no. 4. P. 1295. URL: <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12138>

26. Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння / Р. Гвоздяк та ін. Житомир : Полісся, 2011. 224 с.

27. Гвоздяк Р.І. Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій. Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Аллопатія: зб. статей учасників Міжнарод. наук. конф., Київ, 4-6 жовтня 2005 р. С. 3–8.

Information about the author:

Kulbanska Ivanna Mykolayivna,

Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,

Associate Professor at the Department of Forestry

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine

15, Heroiv oborony str., Kyiv, 03041, Ukraine